植物研究雑誌
J. Jpn. Bot.
73: 35–41 (1998)

ミズバショウの受粉生態学的研究

田中　肇

170-[redacted] 東京都豊島区[redacted]

Biological Study on the Pollination of *Lysichiton camtschatcense* (Araceae)

Hajime Tanaka

[redacted] Toshima-ku, Tokyo, 170-[redacted] JAPAN

(Received on April 30, 1997)

Biological study on the pollination of *Lysichiton camtschatcense* Schott was carried out at the Nida marsh, Fukushima Prefecture and the Oze-gahara moor, Gunma Prefecture, both in central Japan. Flowers are protogynous changing female to hermaphrodite at anthesis. The spadices are visited by a small number of insects. Polination is entomophilous as well as anemophilous. A bagging experiment showed that self-pollination is also possible.

ミズバショウ *Lysichiton camtschatcense* Schott の受粉生態に関しては，雄蕊の出現順序（大橋 1982），虫媒花であること（今井，石沢 1992），キヌツヤミズクサハムシ Plateumaris sericea が花粉を食いに集まり花粉が付着していたこと（上野 1995）の記述があるのみで，その詳細は未知のままである．そこで，ミズバショウの花生態学的特徴を明らかにするため，福島県福島市土湯温泉町仁田沼周辺の標高 680m のハンノキ林の下にある湿地の群落（以下仁田沼と略す）で 1989 年 4 月 12 ～ 14 日および 1989 年 6 月 4 日に，また群馬県利根群片品村の標高 1410m の尾瀬ケ原山の鼻田代および上田代の樹木の下や湿原の群落，（以下尾瀬と略す）で 1995 年 6 月 5 日より 1996 年 9 月 28 日の間に 7 回調査した．

ミズバショウの訪花昆虫を同定していただいた，京都府立大学名誉教授の笹川満廣先生，北海道大学農学部の諏訪正明先生，多くのご教示を賜った尾瀬総合学術調査団委員の金井弘夫先生，ならびに査読者の先生方に厚く御礼申し上げる．本研究の一部は群馬・新潟・福島 3 県による尾瀬総合学術調査の一環としてなされたものである．

方法と結果

花の形態と性の変化，虫媒受粉，風媒受粉，同花受粉，結実率の 5 テーマにつき，次のように調査観察を行った．

1　花の形態と性の変化

a　仁田沼と尾瀬で花の形態を観察した．

花は径 3.5 ～ 4mm で 4 個の肉質の花被片と，花被片に対生し成熟すると長さ 3 ～ 4mm になる 4 本の雄蕊，長さ 3mm ほどの円錐形の雌蕊 1 個で構成され，数十から数百個が集まり肉穂花序を形成している．柱頭は未開の仏炎苞内にあっても花被に覆われていない．

b　1996 年 9 月 28 日に尾瀬で，葉鞘内にある若い花を観察した．

調査した株の葉鞘内にあった若い肉穂花序は長さ 4cm 及び 5cm ほどで，この花序についていた未熟な花は，淡黄色で直径 2 ～ 2.5mm と，開花中の花より小形であるが，花被片や雌雄蕊は，苞が開く直前の花と同じ形態をそなえていた．柱頭は花被に覆われておらず，花期にいたるまで花被に覆われないものと考えられる．

c　多数の花を観察し花の性の変化を追跡した．

仏炎苞が開いたのち葯が裂開する前に，柱頭部は多数の半透明な微毛を生じ，径0.4mm前後となる．雌蕊の受粉可能期間などの調査はしなかったが，柱頭に微毛が生えている状態が受粉適期と考え，以下では葯が裂開するまでの期間を雌性期として扱った．

柱頭上の微毛がやや萎れかけた花で，まず雌蕊の下に位置する雄蕊が，柱頭に覆いかぶさるように伸びだして，葯が裂開する (Fig. 1)．この葯が裂開したときにも柱頭は受粉可能と考え，以下ではこの時期を両性期として扱った．残る3個の葯が裂開したときの柱頭の状態は観察していない．

d 仁田沼に於いて，1989年4月12日13時40分より14日15時00分の間に5回，様々な開花状態にある10花序を写真撮影し，後にプリント上で個々の花の変化を観察し集計した．

葯の裂開は肉穂花序の中程の花からはじまり，順次上下の花におよぶか，花序の下部の花から上部の花へと進んだ．変化が読み取れたのは，いずれの花も雌性期のままで推移した1花序を除く，9花序475花であった．

個々の花の雄蕊の出現順序は，大橋（1982）の記述と同様に，まず雌蕊の下側の雄蕊（第1雄蕊）が花被を押し開いて現れて裂開し (Fig. 1)，次いで上側の雄蕊（第2雄蕊）が，さらに雌蕊の右か左の雄蕊（第3雄蕊）が現れ裂開した．調査期間中には残る雄蕊（第4雄蕊）の葯は裂開しなかった．雄蕊の出現順序の例外は，葯の裂開が観察された475花のうち，第1雄蕊が現れなかった2例（0.4%）のみであった．

葯の裂開時間の間隔は一定していないが，1回目の写真では雌性期の状態にありその後の写真で第1雄蕊の葯の裂開が確認された花271個のうち，ほぼ24時間後の撮影時にまでに第2雄蕊の葯が裂開した花は162個（59.8%）であった．同様に2回目以後の写真で第2雄蕊が新たに裂開した花25個のうち，ほぼ24時間後の撮影時までに第3雄蕊の葯が裂開した花は23個（92%）であった．調査期間の関係で，第3雄蕊から第4雄蕊への変化の所要時間は知りえなかった．また，花序全体の花期の長さは不明である．

2 虫媒受粉－訪花昆虫とその行動及び誘引要素の調査

a 1989年4月13，14日に仁田沼の調査地を巡回し，のべ2744花序を訪れている昆虫の種と数を記録し結果をTable 1に示した．のべ32花序上にのべ32頭の昆虫が観察され，残る花序には昆虫が訪れていなかった．

双翅目昆虫は花被片上をなめているか静止していた．甲虫の一種は葯をかじっており，

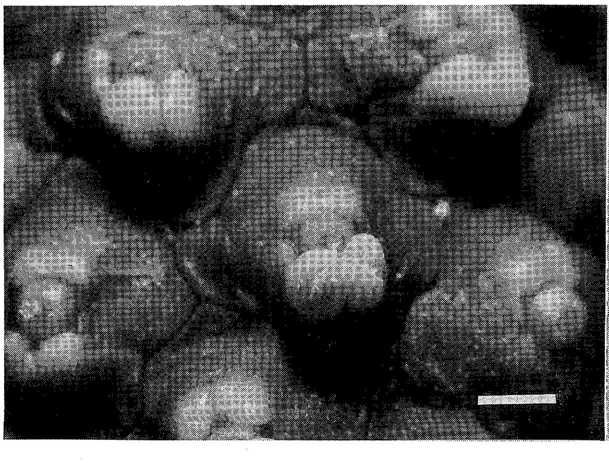

Fig. 1. (Left) A flower of *Lyschiton camtschatcense* at hermaphrodite phase. Bar indicate 1mm.

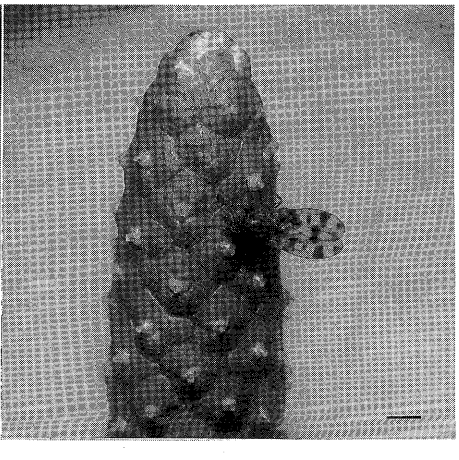

Fig. 2. (Right) A female phase spadix visited by *Homoneura aulatheca*. Bar indicate 1mm.

Table 1. Visitors to spadices of *Lysichiton camtschatcense* at Nida-numa moor and Oze-gahara moor

Place Spadices observed	Nida-numa 2744	Oze 1928	Total
Pegomya vera（ハナバエ科）	15		15
Dilia robustiseta（ハナバエ科）	3		3
Homoneura aulatheca（シマバエ科）	3		3
Middle size Diptera spp.		18	18
Small size Diptera spp.	6	12	18
Dipera spp.		17	17
Ant	2	2	4
Hymenoptera sp.	1		1
Small beetle 2 spp.	2		2
Total	32	49	81

アリは花序上を通過しただけである．群落上をマルハナバチの一種が1頭飛来し，隣接地に咲くカタクリの花にハナバチの一種とチョウの一種が各1頭訪れたが，ミズバショウの花に近づこうとしなかった．

b　1995年6月5～7日に尾瀬で，のべ1928花序を訪れている昆虫数を記録しTable 1に示した．のべ47花序上にのべ49頭の昆虫が観察され，残る花序には昆虫が訪れていなかった．調査は木道を歩きながら行ったため，ハエ類は種までの区別はできなかった．中型のハエ1頭は葯をなめていたが，他のハエ類は花被をなめているか静止していた．なお，ミズバショウと花期を同じくし，隣接して開花しているリュウキンカ（*Caltha palustris* var. *nipponica*）には，ハナアブ（*Eristalomyia tenax*）が1，2頭訪れ，ミズバショウの群落から離れてはいるもののオノエヤナギ（*Salix sachalinensis*）の雌雄の花序にはハナアブやシマハナアブ（*Eeistalis cerealis*）が多数訪れていたが，それらの昆虫はミズバショウの花を訪れなかった．

c　昆虫の誘引要素を探った．

雌性期の花序からは甘みと青臭さを混ぜたような香りが，両性期の花をつけた花序からは甘みを含んだ香りが感じられた．また風のない状態では，ミズバショウの群落は芳香に包まれていた．この香は群落を訪れた観光客も感じると述べ，他の種の花がない時期でも同様であった．

訪れたハエ類がなめていた花被片上をルーペで観察したが，そこに花蜜や油脂状あるいは粉状のものなどは見いだせなかった．

ミズバショウと同じサトイモ科の*Arum*属などで，花序や花が発熱し昆虫を誘引する（Proctor and Yeo 1973，セイモア 1997）ことが知られているので，1989年4月13日仁田沼で晴天の11時20分前後に日向の7花序と日陰の1花序の表面温度を測定した．その結果,花序から2～3cm横に離れた位置の気温が15.8～18.8℃のとき，日向の肉穂花序の表面温度は19.3～25.9℃で最高7.3℃高かった．日陰の1花序では周囲の気温と差が無いか0.1℃高いだけであった．

極地に咲く椀形の花には太陽を追いかけ，光の焦点で昆虫を暖めるものがある（Hocking and Sharplin 1965）と報告されている．もしミズバショウが苞の凹面鏡効果を利用しているなら，苞の開口部が南を向いて集光する花序が多いはずだと考え，1998年4月25日仁田沼で103花序について，通路から苞の開口部の方角を調査した．方角は東北から東南までを東とし，東南から南西までを南とし，以下同様に西と北に分けて記録した（Table 2）．その結果，特別な方向性は認められなかった．

3　風媒受粉－風媒受粉の可能性の調査

花粉はわずかな風にも吹き飛ばされるが，団塊となって飛ぶ傾向にあり，典型的な風媒花の花粉のように，煙状に拡散する様子は観察されなかった．

花粉の飛散状態を知るため，尾瀬で1996年6月13日6時10分より14日10時32分の間に，両面粘着テープを貼ったスライドグラスで空中花粉の捕捉を試みた．この間降雨はなかった．スライドグラスは，苞が北向きに開口して花粉放出中の花序の，風下側の東に10cm，20cmおよび30cm，風上側の西に10cmおよび30cmの距離に，テープが対象の花序に面するよう縦に設置した．なお，13日18時52分以後は西風が強まったため，風上の西側へのスライドグラスは設置しなかった．スライドグラスは，随時交換して顕微鏡下で観察し，両面テープに付着した花粉を計数し，結果をTable 3に示した．

4　同花受粉の方法と同花受粉により種子が生産されるか否かの調査

a　多数の花を観察した結果，葯は外向に裂開するため花粉は当初柱頭に付着していないが，葯壁が反転すると花粉の集団はふくれあがり，柱頭は花粉で被われて自動的な同花受粉をすることがわかった．

b　同花受粉により結実するか否かを知るため，尾瀬で袋掛け実験をした．1996年5月30日に，苞が開口していない12花序にブドウの防虫用紙袋を掛け，同7月4日に袋内の花序の花期が終わったことを確認してから外し，同7月24日に回収した．

12花序のうち複合果として回収できたのは7個で，4花序は腐敗し，1花序は標識とともに発見できなかった．結果率を知るため，複合果の表面を先端から基部まで縦に何列か削り，果実数が100個以上になるまで内部を検して，種子が熟したか否かを判定し，結果をTable 4-Aに示した．

c　袋を掛けた花序の対照として，1996年5月30日に尾瀬で，無処理の8花序に標識し，同7月24日に回収した．複合果として回収できたのは2個で，3花序は腐敗し，3花序は標識ともども発見できなかった．結果率は4.bに述べた方法で調査し，Table 4-Bに示した．

5　実験対象外の無処理の複合果における結果率の調査

a　長さ4cm未満の小形の花序も種子を生産しているか否かを知るため，1996年7月4日に尾瀬で，両性期の花のある17花序に標識し，同8月14日に回収した．複合果として回収できたのは6個で，6花序は腐敗し，5花序

Table 2. Opening direction of spadices of *Lysichiton camtschatcense* at Nida

Direction of opening	North	East	South	West
No. of spadices	26	27	26	24

Table 3. Number of pollen grains caught at various distances from a hermaphrodite spadix of *Lysichiton camtschatcense* (June 13, 14 1996)

Distance and direction		Exposed hour	No. of pollen/1cm^2
10cm	E	28h22m	496
20	E	28:22	226
30	E	28:22	241
10	W	10:42	100
30	W	10:42	69

Table 4. Fruit fertility of *Lysichiton camtschatcense* in the population A, B, C and D at Oze. Detailed explanation in text

Number of seed/fruit	Spadix No.									Total	%
	1	2	3	4	5	6	7	8	9		
A: 12 spadices bagged. 4 rotten, 1 lost, 7 collected. (Survival rate 58%)											
Two	0	42	0	2	0	4	0			48	4.9
One	0	83	0	33	0	84	57			257	26.4
Seedless	109	30	117	74	120	135	84			669	68.7
Total	109	155	117	109	120	223	141			974	
Fertility(%)	0.0	80.6	0.0	32.1	0.0	39.4	40.4			31.3	
B: 8 spadices marked. 3 rotten, 3 lost, 2 collected. (Survival rate 25%)											
Two	0	5								5	2.0
One	1	67								68	27.2
Seedless	104	73								177	70.8
Total	105	145								250	
Fertility(%)	0.9	49.6								29.2	
C: 17 spadices marked. 6 rotten, 5 lost, 6 collected. (Survival rate 35%)											
Two	1	0	1	8	0	0				10	2.4
One	47	0	32	60	18	12				169	41.1
Seedless	43	101	19	22	6	41				232	56.5
Total	91	101	52	90	24	53				411	
Fertility(%)	52.7	0.0	63.4	75.5	75.5	22.6				43.6	
D: 9 spadices collected.											
Two	6	0	14	4	0	21	0	3	0	48	3.4
One	23	0	106	50	8	96	4	115	1	403	28.4
Seedless	112	182	31	112	133	20	232	40	108	970	68.3
Total	141	182	151	166	141	137	236	158	109	1421	
Fertility(%)	20.5	0.0	79.4	32.5	6.0	85.4	1.6	74.6	0.9	31.7	

は標識ともども発見できなかった．回収した複合果上の全ての果実で，種子の結実状態を調査し，結果を Table 4-C に示した．なお，spadix no. 5 の複合果は，先端部が欠損していた．

b　1996年7月24日に尾瀬で，任意の9個体から各1個の複合果を採取し，結実率を4.bに述べた方法で調査し，Table 4-D に示した．ただしspadix no. 7では，複合果上の全ての果実について調査した．

c　1989年6月4日に，結果率を調査するため仁田沼を訪れたが，成熟した複合果がないため，よく肥大していた若い複合果10個を採取し，各複合果から未熟の果実を縦に2, 3列，47～51個を解剖し，胚珠が生育し始めているか否かを検し結果を Table 5 に示した．

まとめ

虫媒受粉－ミズバショウは一般には虫媒花である（今井，石沢1992）と考えられており，花序は白く目立つ苞を持ち，香りを放ち，虫媒花として重要な形質群（Faegri and Pijl 1979）を具えている．この花を訪れた昆虫としては，3目9種以上が観察された．そのうち

Table 5. Fertility of ovules of *Lysichiton camtschatcense* at Nida

Spadix No.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Total
No. of sample fr.	50	50	51	50	50	50	50	47	50	51	499
Ovule developing	39	13	48	24	43	36	38	34	48	41	364
Ovule abortive	11	37	3	26	7	14	12	13	2	10	135
Fertility(%)	78.0	26.0	94.1	48.0	86.0	72.0	76.0	72.3	96.0	80.3	72.9

種数および個体数が最も多かったのは，双翅目のハエ類であり，雌性期および両性期の花序を訪れ，主に花被部分をなめ，その間に葯や柱頭に触れ，花粉を媒介する可能性が高かった．

花序が開放的な形態であるにもかわらず，他の花を訪れていたマルハナバチの一種，ハナバチの一種，チョウの一種，ハナアブそれにシマハナアブは訪れず，ミズバショウの花が一般の訪花性昆虫にとって魅力のない存在であることを示していた．

花序上でハエ類を延べ74回観察したが，花粉をなめていたのは1例のみで，他は花序上を歩き回っているか花被片部分をなめていた．その花被部分をルーペで観察したが食料となるようなものは見いだせなかった．測定した限りでは花部は発熱しているとは認め難かった．また，花序の向きに方向性は認められなかった．したがって，ミズバショウの花序が何らかの物質や熱を報酬としているとは言いがたく，昆虫の誘引が何によるか，今後解明すべき課題として残った．

風媒受粉－ミズバショウの花は，苞が風をさえぎるように肉穂花序を取り囲み，雄蕊には花粉を飛散させる機構がなく，柱頭が小さくしかも花被からの突出がわずかであるなど，風媒花としての形質群から外れる特徴を具えている．一方，雌性先熟であり，風で花粉が飛散し，花粉の長径が32－36 μm（幾瀬1956）と，風媒花の花粉の変異内（Whitehead 1969，田中1995）にあるなど，風媒花形質群の一部も合わせ持っている．しかも，粘着テープによる花粉捕捉実験では花粉放出中の花序から30cm離れた位置で，28時間22分の間に1cm^{2}あたり241個の花粉の付着が認められた．柱頭の面積0.13mm^{2}と，テープへの花粉付着数から単純に計算すると，30cm離れた風下側に雌性期の花序があったなら，調査時間内に花粉放出中の花序に面した柱頭の31%は，風に運ばれた花粉を受けたことになり，風媒受粉の可能性も示していた．

同花受粉－袋掛け実験により，袋を掛けた肉穂花序の結果率が31.3%となり，同花受粉により結実できることが明らかになった（Table 4-A）．

結果率－尾瀬の調査では無袋の肉穂花序の結果率が，対照区で29.2%，小型な花序で43.6%，任意に採取した複合果で31.7%となった（Table 4-B，-C，-D）．一方，肥大した複合果を選びとった仁田沼では，胚珠が成長を始めた若い果実の率が72.9%（Table 5）であり，尾瀬での結果との差が大きかった．その原因としては，地域の受粉環境の差，調査年度の違いによる稔性の違い，あるいは胚珠が結実するまでの死亡などが考えられ，今後解明すべき課題である．

花序の生存率は，袋を掛けた花序で58%（Table 4-A），無処理の花序で25%と35%（Table 4-B, -C）であった．これに複合果あたりの結果率を乗ずると，当初咲いた花の結果率は袋掛けした花序で18%であり，無処理の花序では7%と15%であった．尾瀬では花期に苞や花序の変色がみとめられ，それは降霜など低温の影響によるものと言われる（ビジターセンター職員談）．この低温などが，花序死亡の一因と考えられ，袋掛けした花序の生存率が高かったのは，袋による保温効果によると推察される．

花序の生存率が低いにもかかわらず，結果率調査でTable 4-C spadix no. 2のように，1個

も種子を生産しない花序や，Table 4-Dのspadix no. 7のように，わずか4個（1.6%）しか種子を生産しない花序でも，複合果にまで成長することが明らかになった．これはミズバショウの性質として，留意すべきことと思われる．

以上のようにミズバショウは，虫媒受粉，風媒受粉，同花受粉のいずれによっても受粉し，種子を作れる可能性をもつ，したたかな植物であることがわかった．

引用文献

Faegri K. and van der Pijl L. 1979. The Principles of Pollination Ecology Third Revised Edition. 244pp. Pergamon Press, Oxford.

Hocking B. and Sharplin C. D. 1965. Flower basking by arctic insects. Nature **206**: 215.

幾瀬マサ 1956. 日本植物の花粉. 303 pp. 広川書店，東京.

今井　卓，石沢　進 1992. 新潟県中条町地元ミズバショウ生育状況と保全. 石沢進（編）: 新潟県中条町地元ミズバショウ生育状況と植物相 pp.1－32. 新潟県北蒲原群中条町教育委員会.

大橋広好 1982. サトイモ科. 佐竹義輔ほか（編著）: 日本の野生植物　草本Ⅰ. pp.127－139. 平凡社，東京.

Proctor M. and Yeo P. 1973. The Pollination of Flowers. 418 pp. Collins, London.

セイモア R. S. 1997. 奇妙な“温血植物”たち. 日経サイエンス **27**(6): 34－41.

田中　肇　1995. 風媒性被子植物の生活様式と花粉粒径との関係（日本花粉学会第36回大会講演要旨）日本花粉学会誌. **41**: 160.

上野隆平　1995. 宮床湿原の訪花昆虫　国立環境研究所研究報告. **134**: 89－95.

Whitehead D. R. 1969. Wind pollination in the Angiosperms. Evolution **23**: 28－35.